植 物 分 类 与 资 源 学 报　2011，33（6）：595～604
Plant Diversity and Resources　DOI：10.3724/SP.J.1143.2011.11067

喀斯特地区不同类型兰科植物的叶片性状*

成霄峰[1,2]，李树云[1]，胡　虹[1**]，吴天贵[3]
（1 中国科学院昆明植物研究所资源植物与生物技术重点实验室，云南 昆明　650201；2 中国科学院研究生院，北京　100049；3 广西雅长兰科植物国家级自然保护区管理局，广西 百色　533209）

摘要：叶片性状能够反映植物对环境的适应。认识喀斯特地区兰科植物的叶片性状及其适应意义对其科学合理的保育具有重要参考价值。本文于干季与雨季研究了广西雅长兰科植物自然保护区内落叶、常绿地生、常绿石附生三种类型共19种野生兰科植物的叶片性状及其相互关系，并比较了不同类型兰科植物之间的差异。其中18种兰科植物为C_3植物，仅棒叶鸢尾兰（*Oberonia myosurus*）为CAM植物。相比于落叶兰，常绿兰具有较高的比叶重（LMA）和叶片碳氮比（C/N），但其叶片氮、磷含量较低。在常绿兰科植物中，石附生兰的叶片Ca含量与$\delta^{13}C$高于地生兰。石附生兰的叶片磷含量在雨季要高于干季，而地生兰的叶片$\delta^{13}C$在干季要高于雨季。该地区常绿兰科植物的N/P值>16，表明其可能受到磷的限制。

关键词：兰科植物；叶片性状；叶片磷含量；叶片碳同位素；季节变化
中图分类号：Q 944，Q 945　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：2095-0845(2011)06-595-10

Leaf Traits of Orchids in Relation to Life Form in Karst Area of Southwestern China

Cheng Xiao-Feng[1,2], Li Shu-Yun[1], Hu Hong[1**], WU Tian-Gui[3]
(1 *Key Laboratory of Economic Plants and Biotechnology*, *Kunming Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650201, China; 2 *Graduate University of Chinese Academy of Sciences*, Beijing 100049, China; 3 *Yachang Orchids Nature Reserve in Guangxi*, Baise 533209, China)

Abstract: Leaf traits can reflect the adaptation of plants to environments. Understanding leaf traits of orchids and their adaptive implications in karst area of southwestern China is contributive to the conservation for those endangered orchids. Leaf traits of 19 orchids and their correlations in Guangxi Yachang Orchids Nature Reserve were studied in both dry season and rainy season. Only *Oberonia myosurus* was CAM plant and its stomata distribution was amphistomaty. Other orchids were C_3 plants and their stomata distributions were hypostomaty. Compared with deciduous orchids, evergreen orchids had higher leaf mass per area (LMA) and ratio of leaf carbon to leaf N (C/N), lower leaf N and P content. For the evergreen orchids, lithophytic orchids showed higher leaf Ca content and leaf $\delta^{13}C$ than did terrestrial orchids. Leaf P content of evergreen lithophytic orchids in rainy season was higher than in dry season. Leaf $\delta^{13}C$ of terrestrial orchids in dry season was higher than in rainy season. The value of N/P in evergreen orchids showed that these orchids in karst area might suffer the limitation of phosphorus.

Key words: Orchid; Leaf trait; Leaf phosphorus content; Leaf carbon isotope; Seasonal change

叶片性状能够反映叶片对环境的适应与进化，或特定生境对植物叶片的影响（Dunbar-Co等，2009；Chang等，2011；Guan等，2011）。叶片性状被广泛应用于植物功能性状研究，如比叶

* 基金项目：国家自然科学基金（30870239），云南省自然科学基金重点项目（2007C0012）
** 通讯作者：Author for correspondence；E-mail：huhong@mail.kib.ac.cn；Tel.：0871-5223005
收稿日期：2011-04-19，2011-06-08 接受发表
作者简介：成霄峰（1985-）男，硕士，主要从事植物生理生态学研究。E-mail：cxf20041382@163.com

重、气孔大小及密度、叶片养分含量、光合能力、叶片寿命等。叶片性状与环境的关系以及叶片性状之间的关系在不同尺度下被广泛研究，然而，关于特定的进化分支类群（Lineage）的研究还相对较少（Dunbar-Co等，2009）。

野生兰科植物是植物保护中的“旗舰”类群（陈心启和罗毅波，2003）。我国西南部喀斯特地区分布有大量的野生兰科植物。然而，喀斯特地区日趋严重的石漠化可能影响该地区生态系统的稳定性（刘方等，2008）。大多数珍稀濒危物种对于环境变化较为敏感（Wan等，2009），那么该地区兰科植物的生长分布也可能对喀斯特地区的石漠化较为敏感。通过研究珍稀濒危植物叶片性状与环境的关系可以判断其生长环境是否适合这些物种的生长保育（Dunbar-Co等，2009）。因此，开展兰科植物的功能性状研究，尤其是叶片性状的研究，了解兰科植物对其生境的适应或对环境变化的响应，对于喀斯特地区兰科植物的多样性保护尤为必要。

喀斯特地区频繁的土壤干旱是限制该地区植物生长分布的主要因子（Liu等，2010）。植物可以通过发达的根系吸收土壤深层水和地下水（李鹏菊等，2008），通过水力结构的调整和渗透调节（王爱英等，2008）来适应喀斯特地区的季节性干旱。喀斯特地区植物的叶片解剖结构、表皮形态、维管组织结构也表现出一定的耐旱特性（余龙江等，2007；Guan等，2011），是对该地区干旱环境的长期适应。与非喀斯特地区相比，喀斯特地区植物的水分利用效率较高（余龙江等，2008；黄芬，2009）。喀斯特地区植物叶片的$\delta^{13}C$值与土壤含水量负相关（葛永罡和王世杰，2008），与海拔正相关（杨成等，2007b）。喀斯特地区土壤的钙含量较高，而植物则表现出不同的高钙适应方式（姬飞腾等，2009）。该地区植物的叶片营养元素研究表明，土壤类型和生活型均影响植物叶片营养成分含量（周运超，1997；杨成等，2007a），土壤pH值可以影响植物叶片的N/P（朴河春等，2005）。然而，关于该地区原生境下兰科植物的叶片性状及其适应研究鲜有报道。

广西雅长兰科植物自然保护区位于我国西南部的喀斯特地区，分布有44个属113种兰科植物，且分布的兰科植物生态型较多，如地生、石附生与树附生（和太平等，2007），同时也存在常绿与落叶的生活型。这些兰科植物的生长环境差异明显，如水分、生长基质等（刘方等，2008）。这些生境与生活型的差异，加之该地区干湿季区分明显，土壤易干旱，含钙量高，都可能影响该地区兰科植物的叶片性状。因此，我们希望通过研究该地区不同类型兰科植物在干季与雨季的叶片性状，搞清以下3个问题：（1）不同类型兰科植物叶片性状的差异；（2）季节间兰科植物叶片性状的变化；（3）兰科植物叶片性状之间的相互关系，以期为该地野生兰科植物的多样性保护工作提供参考依据。

1 材料与方法

1.1 研究样地与材料

广西雅长兰科植物自然保护区位于广西壮族自治区西北部的乐业县，属于亚热带季风气候区，年平均气温16.3℃，年平均降雨量为1051.7 mm，雨季（5-10月）集中了全年降水的85%左右，干季（11-4月）降水较少（吴兴亮等，2007）。

研究样地位于保护区内的“野生兰科植物种质资源基因园”（altitude 998 m，106°24′E，24°51′N）。该园属于喀斯特地貌，植物群落为常绿落叶阔叶混交林，野生兰科植物是其下层草本植物的主要组成部分。该园的兰科植物包括地生、石附生和树附生等不同生态型，又有常绿与落叶两种生活型。2009年12月至2010年3月，该保护区遭遇干旱。保护区管理局人员对兰科植物及其周边树木进行浇水来缓解干旱，进行保护。2010年4月开始出现少量降雨。

本实验所研究的兰科植物被分为落叶、常绿地生和常绿石附生3种类型（以下分别简称为落叶兰、地生兰和石附生兰）。共选定12个属的19种兰科植物（表1），分别于干季4月和雨季7月采集植株健康、叶片完整的兰科植物叶片，带回实验室测定。采集时植株要求一致性较好，且分布既不相对集中又要保证生境基本一致，采集的叶片为完全扩展的第二片或第三片成熟叶片。其中4月采集了两种地生兰和13种石附生兰。在此基础上，7月增加了一种石附生兰（天贵卷瓣兰）和3种落叶兰。

1.2 生长基质化学性质

该园兰科植物中，地生兰主要生长在地势平缓的洼地，土层较薄；而石附生兰多生长在石壁、石头或石缝中，其生长基质含较多的腐殖质。兰科植物的两种生长基质在各项化学指标上具有明显的差异（表2）。石附生兰的生长基质pH中性偏碱，而地生兰的生长基质pH偏酸性。

表 1　实验研究的 19 种兰科植物

Table 1　19 orchids in the present study

生活型 Life form	种 Species	属 Genus
落叶 Deciduous	鹅毛玉凤兰 *Habenaria dentata*	玉凤兰属 *Habenaria*
	二耳沼兰 *Malaxis biaurita* 深裂沼兰 *M. purpurea*	沼兰属 *Malaxis*
常绿地生 Evergreen terrestrial	莎叶兰 *Cymbidium cyperifolium* 兔耳兰 *C. lancifolium*	兰属 *Cymbidium*
常绿石附生 Evergreen lithophytic	密花石豆兰 *Bulbophyllum odoratissimum* 梳帽卷瓣兰 *B. andersonii* 天贵卷瓣兰 *B. tianguii*	石豆兰属 *Bulbophyllum*
	流苏贝母兰 *Coelogyne fimbriata*	贝母兰属 *Coelogyne*
	流苏石斛 *Dendrobium fimbriatum*	石斛属 *Dendrobium*
	足茎毛兰 *Eria coronaria* 菱唇毛兰 *E. rhomboidalis* 半柱毛兰 *E. corneri*	毛兰属 *Eria*
	平卧羊耳蒜 *Liparis chapaensis*	羊耳蒜属 *Liparis*
	棒叶鸢尾兰 *Oberonia myosurus*	鸢尾兰属 *Oberonia*
	平卧曲唇兰 *Panisea cavalerei*	曲唇兰属 *Panisea*
	长瓣兜兰 *Paphiopedilum dianthum* 带叶兜兰 *P. hirsutissimum*	兜兰属 *Paphiopedilum*
	云南石仙桃 *Pholidota yunnanensis*	石仙桃属 *Pholidota*

所采集的落叶兰中的鹅毛玉凤兰为地生，而二耳沼兰与深裂沼兰为石附生，在此都归于落叶兰一类

For deciduous orchids collected in our investigation, *Habenaria dentata* is terrestrial, both *Malaxis biaurita* and *M. purpurea* are lithophytic

表 2　不同生长基质的化学性质

Table 2　Properties of two kinds of growth media

基质类型 Type of media	pH	有机质含量 Organic matter %	碱解氮 Alkali-hydrolyzable nitrogen mg/kg	速效磷 Available phosphorus mg/kg	速效钾 Available potassium mg/kg	交换性钙 Exchangeable calcium %
地生 Terrestrial	6.52±0.01	10.88±0.01	351.9±2.0	11.9±0.4	84.6±2.4	0.47±0.01
石附生 Lithophytic	7.15±0.02	54.20±1.45	902.7±44.3	30.0±1.3	243.3±13.8	1.70±0.02

石附生兰的生长基质的有机质含量、碱解氮、速效磷、速效钾以及交换性钙含量均高于地生兰的生长基质。

1.3　叶片性状

利用指甲油印迹法测量叶片的气孔密度（SD）。涂抹之前将叶片擦拭干净，指甲油涂抹在叶片中部，尽量避开叶脉。每个物种选取 3 ~ 5 个叶片，20 个显微视野，取平均值。使用叶面积仪 Li-3100A（LI-COR，USA）或纸片重量法（关志洁，2010）测定叶面积，叶片置于 80℃ 的烘箱中烘至恒重，再称干重，并计算比叶重（LMA）。

将烘干的叶片磨碎，过 100 目筛后使用元素分析仪（Elementar Analysensysteme，VarioEL，German）测定叶片 C、N 含量，使用电感耦合等离子体原子发射光谱仪（Sequential Plasma Spectrometer ICP. 1000 Ⅱ，Shimadzu，Japan）测定叶片 P、Ca 含量，委托巴斯德（北京）水土保持所测定叶片 $\delta^{13}C$，使用的仪器为 Advantage Isotope Ratio Mass Spectrometer（Thermo Scientific，America），标样的连续测定精度：dC<0.1‰。

1.4　统计分析与作图

季节间的比较和干季时地生兰与石附生兰的比较均使用 Independent t-test 分析，雨季时地生兰、石附生兰与落叶兰之间的比较采用单因素 ANOVA 分析。分析前进行正态分布与方差齐性检验。当条件不满足时，进行数据转换后分析，或进行非参数检验。做相关性分析时，使用 Shapiro-Wilk test 对各变量进行正态性检验。当数据满足正态性分布时采用 Bivariate Pearson correlation 进行分析，否则使用 Bivariate Spearmon correlation 分析。所有统计分析均使用 SPSS16.0（SPSS，USA），相关绘图均使用 SigmaPlot10.0（Systat Software Inc，USA）完成。

2 结果

19种兰科植物的叶片性状见表3。LMA、叶片Ca、气孔密度（SD）的变异系数较大，在50%左右，而叶片C和$\delta^{13}C$的变异系数较小。LMA、N、P、N/P的变异系数在干季和雨季的差异较大，分别为LMA（43.16%，58.60%）、N（22.01%，43.00%）、P（30.81%，86.40%）、N/P（23.75%，43.18%）（表3）。这和季节之间的物种组成数量有关，在雨季时增加了3种落叶兰和一种常绿石附生兰。其中3种落叶兰的LMA、N、P、N/P与其他常绿兰科植物的差异明显。无论是在干季还是雨季，兰科植物的营养元素含量的平均值均表现为：Ca>N>P（表3）。棒叶鸢尾兰（*O. myosurus*）的叶片上下表皮均具有气孔，其他兰科植物的气孔仅分布于叶片下表皮（图片未显示）。从叶片$\delta^{13}C$的数据可知，大部分兰科植物为C_3植物，仅棒叶鸢尾兰为CAM植物（−17.74‰ ~ −17.67‰，表3）。

2.1 不同类型兰科植物叶片性状差异（表4）

从表4可以看出，地生兰与石附生兰的差异主要表现在Ca、$\delta^{13}C$上。无论是在干季4月还是雨季7月，石附生兰的Ca、$\delta^{13}C$均高于地生兰。石附生兰与地生兰的LMA、P、N/P在雨季或干季均没有差异。石附生兰与地生兰的SD、N、C/N在干季存在差异，但是这些差异在雨季并不存在。

在雨季，落叶兰与石附生兰、地生兰的叶片性状存在显著性差异。落叶兰的LMA、C/N、N/P均低于地生兰与石附生兰，其叶片N、P均高于地生兰与石附生兰，而叶片Ca介于地生兰与石附生兰之间。落叶兰的气孔密度与两者并没有差异，其$\delta^{13}C$低于石附生兰，与地生兰没有差异。

2.2 叶片性状的季节变化（表4）

地生兰与石附生兰的大部分叶片性状未表现出季节变化，但是两者在P、N/P和$\delta^{13}C$上的季节变化有所不同。石附生兰与地生兰的LMA、SD均不存在季节变化。叶片发育成熟可能是造成其无季节变化的主要原因。在营养元素含量以及比例方面，地生兰没有表现出季节间变化，而石附生兰的P、N/P表现出显著性的季节间差异。石附生兰的P在干季低于雨季，其N/P则相应地表现出干季高而雨季低的变化。此外，地生兰的$\delta^{13}C$在雨季低于干季，而石附生兰的$\delta^{13}C$不存在季节变化。

2.3 叶片性状之间的相关关系

综合4月和7月叶性状分析时，LMA与N（图1：A）、P（图1：B）负相关，而LMA与C/N（图1：C）、$\delta^{13}C$（图1：D）正相关。然而，在4月或7月，LMA与N存在负相关关系，LMA与C/N、$\delta^{13}C$存在正相关关系，但与P不相关（数据未列出）。

综合4月和7月数据分析时，N与P正相关（图2：A）、C与Ca负相关（图2：B）、N与$\delta^{13}C$负相关（图2：C）、C/N与P负相关（图2：D）。分季节分析时，上述显著性的相关关系除N与$\delta^{13}C$的负相关关系在4月或7月均不存在外，其他叶性状之间的相关关系在4月或7月仍然存在（数据未列出）。

3 讨论

植物的叶片性状之间存在着协调关系（Coordination）（Wright等，2004）来适应外界环境，表现出一些相关性。这些相关性关系在不同的生活型、生境、气候下，甚至在全球范围内均存在（Wright等，2004；Han等，2005；Waite和Sack，2011）。我们发现，其中的一些相关关系在喀斯特地区的兰科植物类群中也存在，如LMA与N、P的负相关关系，N与P的正相关关系。这些结果与前人在其他植物的研究结果相似（Wright等，2004；Han等，2005；Waite和Sack，2011）。

LMA是叶片性状中反映植物适应性和植物生长策略的一项重要指标（Poorter等，2009）。在本研究中，LMA与N、P负相关，而与C/N、$\delta^{13}C$正相关（图1）。由于常绿兰科植物与落叶兰科植物的LMA存在显著性差异，LMA可被用于解释两者之间N、P、C/N、$\delta^{13}C$的差异。但这并不是说LMA是影响植物叶片N、P、C/N、$\delta^{13}C$的主导因素，而恰恰表明了植物叶片性状之间的协调关系（Wright等，2004）。此外，我们还发现C/N与P、N与$\delta^{13}C$的负相关关系（图2）。落叶兰较低的LMA、C/N、$\delta^{13}C$和较高的N、P含量（表4），是其叶龄较短、快速生长的表现（Han等，2005；He等，2006；Waite和Sack，2011），

表 3　兰科植物在 4 月和 7 月的叶片性状

Table 3　Leaf traits for all orchids in both seasons

	LMA/g m^{-2}		N/%		C/%		P/mg g^{-1}		Ca/%		C/N		N/P		$\delta^{13}C$/‰		SD/unit mm^{-2}	
	April	July	April	July	April	July	April	July	April	July	April	July	April	July	April	July	April	July
鹅毛玉凤兰 *H. dentata*	——	23.63	——	2.24	——	42.16	——	1.98	——	3.19	——	18.80	——	11.40	——	−33.88	——	22.48
二耳沼兰 *M. biaurita*	——	20.76	——	2.90	——	46.49	——	2.04	——	1.11	——	16.04	——	14.57	——	−31.96	——	56.95
深裂沼兰 *M. purpurea*	——	18.28	——	3.54	——	46.95	——	4.90	——	1.31	——	13.30	——	7.28	——	−34.30	——	80.47
莎叶兰 *C. cyperifolium*	85.29	102.49	1.38	1.29	47.29	47.16	0.43	0.72	1.38	1.92	34.31	36.54	32.24	18.13	−31.43	−32.25	60.86	56.70
兔耳兰 *C. lancifolium*	62.97	66.95	1.76	1.82	47.22	49.01	0.95	0.90	0.69	0.65	26.84	26.98	18.54	21.15	−29.68	−32.20	59.62	69.46
密花石豆兰 *B. odoratissimum*	133.83	108.42	0.86	1.34	44.17	44.68	0.37	0.60	3.51	3.39	51.47	34.19	23.21	22.35	−27.15	−9.30	70.12	80.14
梳帽卷瓣兰 *B. andersonii*	141.38	153.90	1.32	1.20	44.97	46.98	0.39	0.82	2.61	3.14	34.27	39.80	33.96	14.90	−26.04	−26.37	60.32	71.98
天贵卷瓣兰 *B. tianguii*	——	119.18	——	1.13	——	45.87	——	0.71	——	2.48	——	41.20	——	16.45	——	−29.86	——	62.24
流苏贝母兰 *C. fimbriata*	75.08	83.95	1.38	1.45	47.26	49.78	0.77	0.69	1.83	1.33	34.38	34.40	18.41	21.77	−30.09	−28.08	46.40	52.66
流苏石斛 *D. fimbriatum*	53.62	56.71	1.54	1.66	43.25	43.92	0.56	1.08	2.92	3.08	28.14	26.39	28.05	16.09	−27.73	−28.51	60.50	64.22
足茎毛兰 *E. coronaria*	103.80	100.86	0.97	1.09	46.42	46.14	0.37	0.75	0.43	0.99	47.70	43.11	26.86	14.58	−27.68	−29.54	60.52	71.76
菱唇毛兰 *E. rhomboidalis*	73.04	68.95	1.06	1.22	44.16	45.41	0.42	0.41	4.08	4.10	41.73	37.43	25.35	43.57	−30.48	−29.85	45.12	43.33
半柱毛兰 *E. corneri*	50.40	39.26	1.72	2.54	41.02	43.06	0.87	1.95	5.53	4.27	23.90	17.17	20.21	13.06	−27.92	−26.70	27.00	24.48
平卧羊耳蒜 *L. chapaensis*	60.59	61.85	1.61	1.68	48.50	50.51	0.61	0.72	2.38	1.72	30.17	30.07	28.91	25.57	−28.33	−27.07	47.92	60.48
棒叶鸢尾兰 *O. myosurus*	182.23	188.44	0.91	1.06	48.85	50.06	0.70	0.81	1.25	1.85	53.76	47.22	13.26	17.86	−17.74	−17.67	19.66	16.26
平卧曲唇兰 *P. cavalerei*	57.14	58.72	1.42	1.18	49.12	49.45	0.66	0.61	1.14	1.05	34.57	42.10	21.69	19.42	−31.92	31.43	26.30	32.44
长瓣兜兰 *P. dianthum*	164.61	200.10	1.07	0.99	47.45	46.67	0.54	0.86	1.84	2.14	45.11	49.97	20.64	11.33	−27.55	−28.26	40.10	45.76
带叶兜兰 *P. hirsutissimum*	110.42	126.43	1.19	1.25	43.32	43.28	0.65	1.16	4.31	3.78	36.31	35.01	19.61	11.11	−25.55	−27.51	28.68	26.86
云南石仙桃 *P. yunnanensis*	112.06	134.38	1.31	1.32	47.57	49.58	0.53	0.75	3.23	2.43	36.46	37.68	24.83	18.77	−28.58	−30.24	135.70	144.38
物种数 Species number	15	19	15	19	15	19	15	19	15	19	15	19	15	19	15	19	15	19
最小值 Minimum	50.40	18.28	0.86	0.99	41.02	42.16	0.37	0.41	0.43	0.65	23.90	13.30	13.26	7.28	−31.92	−34.30	19.66	16.26
最大值 Maximum	182.23	200.10	1.76	3.54	49.12	50.51	0.95	4.90	5.53	4.27	53.76	49.97	33.96	43.57	−17.74	−17.67	135.70	144.38
平均值 Mean value	97.76	91.22	1.30	1.63	46.04	46.69	0.59	1.18	2.48	2.31	37.27	33.02	23.72	17.86	−27.86	−29.21	52.59	57.00
标准差 Standard deviation	42.19	53.46	0.29	0.70	2.40	2.55	0.18	1.02	1.46	1.12	8.94	10.72	5.63	7.71	3.35	3.64	27.76	29.02
变异系数 Coefficient of variation, %	43.16	58.60	22.01	43.00	5.22	5.46	30.81	86.40	58.95	48.57	24.00	32.45	23.75	43.18	12.01	12.45	52.79	50.92

各物种所对应的数据均为其平均值；SD：气孔密度；LMA、SD：n=3～6；其他：n=3；鹅毛玉凤兰、二耳沼兰、深裂沼兰与天贵卷瓣兰仅有 7 月的相关数据

Mean values of leaf traits were listed; SD: Stomatal Density; for LMA and SD, n=3–6; for others, n=3; for deciduous orchids and *B. tianguii*, only values in July were showed

表4 干季与雨季不同类型兰科植物的叶片性状

Table 4 Leaf traits of different types of orchids in both dry season and rainy season

叶片性状 Leaf traits	April		July		
	石附生兰 Evergreen lithophytic orchids	地生兰 Evergreen terrestrial orchids	石附生兰 Evergreen lithophytic orchids	地生兰 Evergreen terrestrial orchids	落叶兰 Deciduous orchids
LMA/g m^{-2}	101.91±5.64aA	74.13±4.72aA	105.42±5.48aA	82.75±6.27aA	20.73±0.79b
SD/unit mm^{-2}	51.79±3.69aA	60.24±2.50bA	56.91±3.91aA	63.08±3.07aA	48.47±7.54a
N/%	1.26±0.04aA	1.57±0.09bA	1.36±0.06aA	1.55±0.12aA	2.90±0.19b
P/mg g^{-1}	0.57±0.03aA	0.69±0.12aA	0.85±0.06aB	0.81±0.08aA	2.97±0.49b
Ca/%	2.70±0.23aA	1.04±0.21bA	2.55±0.18aA	1.28±0.35bA	1.87±0.36ab
N/P	23.46±1.07aA	25.39±3.25aA	19.06±1.66aB	19.64±1.59aA	11.08±1.18b
C/N	38.31±1.47aA	30.58±1.76bA	36.84±1.44aA	31.76±2.20aA	16.05±0.81b
$\delta^{13}C$/‰	-27.44±0.53aA	-30.56±0.51bA	-27.89±0.51aA	-32.22±0.35bB	-33.38±0.37b

小写字母表示同季节不同类型兰科植物之间的比较，而大写字母表示同类型兰科植物（石附生兰与地生兰）不同季节之间的比较。SD：气孔密度。Mean±SE，石附生兰：物种数为13～14，n（LMA、SD）=64～76，其他n=39～42；地生兰：物种数为2，n=6～10；落叶兰：物种数为3，n=9～17

Small letters indicate the differences among different types of orchids within the same season, and capital letters indicate the differences between different seasons for lithophytic or terrestrial orchids. SD: Stomatal Density. Mean±SE, for lithopytic orchids, species number is 13-14; for LMA and SD, n=64-76; for others, n=39-42. For terrestrial orchids, species number is 2, n=6-10; for deciduous orchids, species number is 3, n=9-17

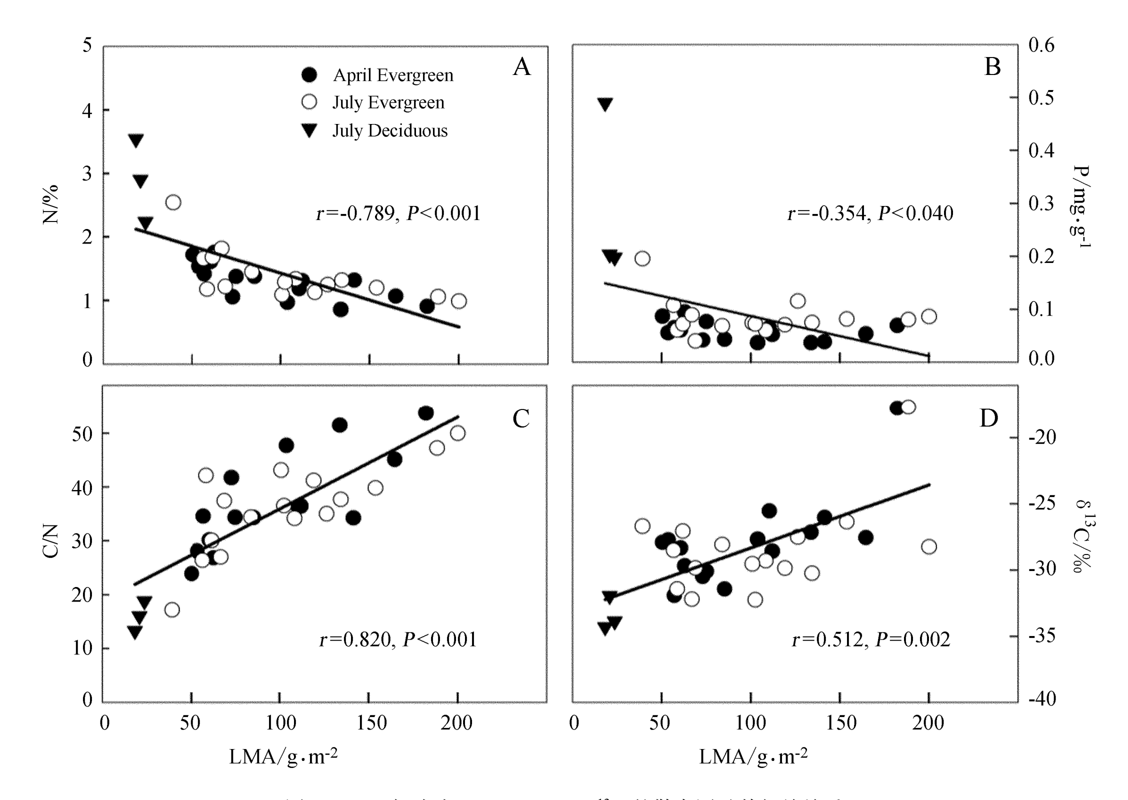


图1 LMA与叶片N、P、C/N、$\delta^{13}C$的散点图及其相关关系

●：干季四月份15种常绿兰科植物叶片性状的平均值；○：雨季七月份16种常绿兰科植物叶片性状的平均值；△：雨季七月份3种落叶兰科植物叶片性状的平均值。A. LMA与N，$r=0.789$，$P<0.001$；B. LMA与P，$r=0.354$，$P=0.040$；C. LMA与C/N，$r=0.820$，$P<0.001$；D. LMA与$\delta^{13}C$，$r=0.512$，$P=0.002$

Fig. 1 Scatter plots showing the correlations between LMA and leaf N、P、C/N、$\delta^{13}C$

●: mean values of leaf traits for 15 evergreen orchids in dry season; ○: mean values of leaf traits for 16 evergreen orchids in rainy season; △: mean values of leaf traits for 3 deciduous orchids in rainy season. A. LMA and N, $r=0.789$, $P<0.001$; B. LMA and P, $r=0.354$, $P=0.040$; C. LMA and C/N, $r=0.820$, $P<0.001$; D. LMA and $\delta^{13}C$, $r=0.512$, $P=0.002$

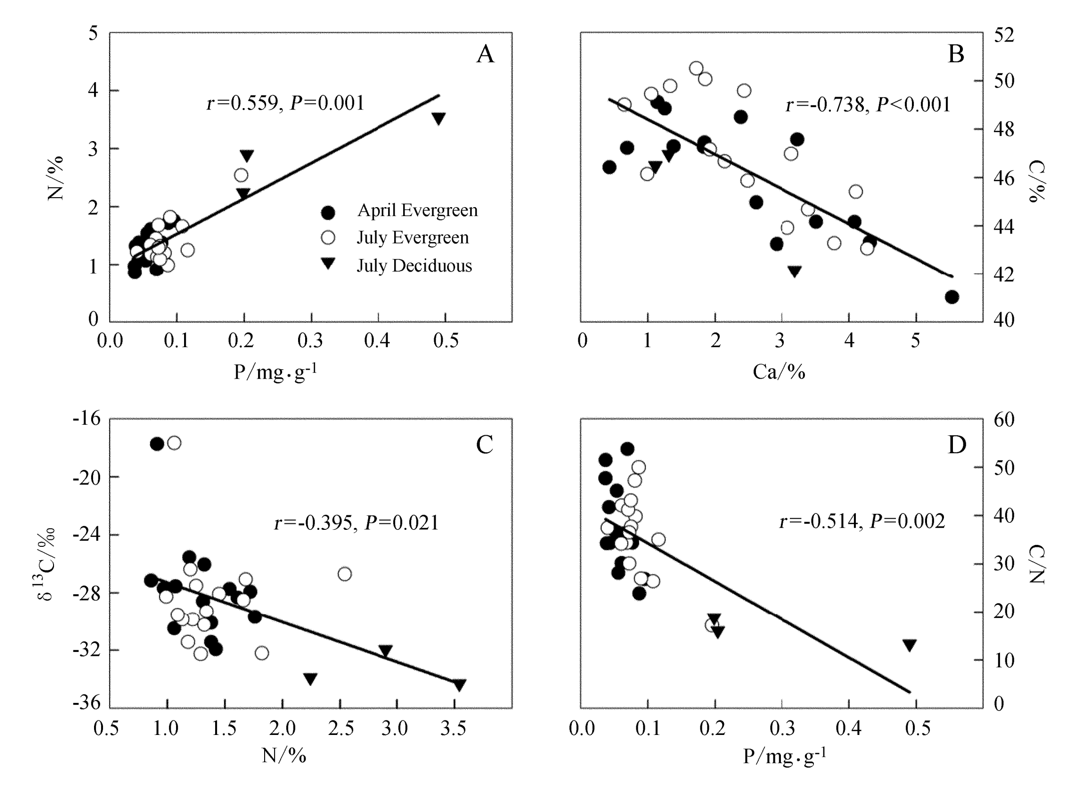


图 2　叶片性状 N 与 P、Ca 与 C、N 与 $\delta^{13}C$、P 与 C/N 的散点图及其相关关系

●：干季四月份 15 种常绿兰科植物叶片性状的平均值；○：雨季七月份 16 种常绿兰科植物叶片性状的平均值；△：雨季七月份 3 种落叶兰科植物叶片性状的平均值。A. P 与 N，$r=0.559$，$P=0.001$；B. Ca 与 C，$r=0.738$，$P<0.001$；C. N 与 $\delta^{13}C$，$r=0.395$，$P=0.021$；D. C/N 与 P，$r=0.514$，$P=0.002$

Fig. 2　Scatter plots showing the correlations between leaf traits (A: N 与 P; B: Ca 与 C; C: N 与 $\delta^{13}C$; D: P 与 C/N)

●: mean values of leaf traits for 15 evergreen orchids in dry season; ○: mean values of leaf traits for 16 evergreen orchids in rainy season; △: mean values of leaf traits for 3 deciduous orchids in rainy season. A. P and N, $r=0.559$, $P=0.001$; B. Ca and C, $r=0.738$, $P<0.001$; C. N and $\delta^{13}C$, $r=0.395$, $P=0.021$; D. C/N and P, $r=0.514$, $P=0.002$

而常绿兰科植物较高的 LMA、C/N、$\delta^{13}C$ 和较低的 N、P 含量（表 4），是其叶龄较长、生长缓慢、长期收益的表现（Han 等，2005；He 等，2006），这可能利于其适应喀斯特地区易干旱、营养分布不均的生境（关志洁，2010）。

大量附生类型的常绿兰科植物表现为 CAM 光合代谢途径，被认为是对干旱的适应（Motomura 等，2008；Silvera 等，2009）。兰属植物中表现出弱 CAM 活性的种类会随着外界环境条件的变化而转换光合代谢途径（Motomura 等，2008）。在本研究中，除棒叶鸢尾兰为 CAM 植物外，其他兰科植物的光合代谢途径均为 C_3 类型。虽然在干季出现了严重干旱，所有兰科植物在季节间均没有表现出光合代谢途径的变化。

除棒叶鸢尾兰的气孔在叶片上下表皮均有分布外，本文研究的兰科植物像其他大多数兰科植物一样（Paek 和 Jun，1995；关志洁，2010），气孔仅在叶片下表皮分布。兰科植物的气孔分布类型可能与其生长环境的光照与水分条件有关。兰科植物叶片上下表皮都具有气孔可能是一种对高强度光照下二氧化碳吸收限制的适应方式（Mott 和 Michaelson，1991）。

而那些仅在叶片下表皮具有气孔的兰科植物，如兰属和兜兰属，其气孔覆盖有角质层，气孔室内的气体凝滞而富有水汽，利于防止水分的过度蒸发。这些特征可能是许多兰科植物耐旱的共性（Goh 等，1977）。本文所研究的兰科植物的气孔密度为 16.26～144.38 个 mm^{-2}，变异系数较大（表 3）。而 Paek 和 Jun（1995）研究的 33 种兰科植物的气孔密度为 27.11～269.88 个 mm^{-2}。气孔密度在物种之间的较大差异可能主要受到物种遗传因素的影响。但我们没有发现兰

科植物的气孔密度在季节间的变化。

氮和磷是植物重要的必需营养元素。中国土壤的磷含量与植物叶片磷含量均低于世界范围内的平均水平（Han 等，2005）。在中国南部，土壤磷被认为是限制植物生长的主要营养元素（Han 等，2005；Wu 等，2007）。一些学者通过叶片 N/P 的大小可以得出判断（杨成等，2007a；Zhu 和 Cao，2010）。本文中，叶片氮含量的平均值为 1.30% ~1.63% （表3），叶片磷含量的平均值为 0.59 ~1.18 $mg\ g^{-1}$（表3），低于 Han 等（2005）测定的中国 753 种植物的叶片氮含量平均值（2.02%）和磷含量平均值（1.46 $mg\ g^{-1}$），也低于杨成等（2007a）所测定的喀斯特地区 12 种植物（含灌木、藤本、草本植物和苔藓）的叶片氮含量平均值（2.02%）和叶片磷含量平均值（1.63 $mg\ g^{-1}$）。这和我们所研究的兰科植物主要为多年生常绿植物有关。而常绿兰科植物表现出较低的叶片氮磷含量以及较长的叶寿命可能是对喀斯特地区氮、磷营养元素含量匮乏的适应（关志洁，2010）。在不同季节，地生或石附生的常绿兰科植物的 N/P>16，表明其可能受到磷的限制（Koerselman 和 Meuleman，1996）。

喀斯特地区土壤含钙量较高，也是影响该地区植物生理特征的重要环境因素之一（姬飞腾等，2009）。本文研究的兰科植物的钙含量平均值为 2.31% ~2.48%（表3），高于杨成等（2007a）所研究的喀斯特地区 12 种植物（含灌木、藤本、草本植物和苔藓）的钙含量平均值 1.88%，表现出较高的钙含量。物种之间钙含量的差异较大，即便同样生活在石附生生境下的兰科植物的钙含量跨度也较大（0.43% ~5.53%，表 3），这可能与物种的遗传背景和环境的异质性有关（Wan 等，2009）。钙是植物体内较为重要的营养元素。细胞质中的钙可以作为信号物质调节生理活动，而细胞壁中的钙则可以增强其稳定性并提供胁迫保护（Hirschi，2004）。高的钙含量也会影响植物的光合作用和生长速率（姬飞腾等，2009）。然而，关于高含钙量对兰科植物生长的影响则未见报道。本文中 Ca 与 C 的相关性分析显示两者负相关（图2：B），这是否和高钙的抑制作用有关，还需进一步的实验来解释。

大多数植物叶片性状的研究局限于生长旺盛的季节，忽略了季节间的变化。该地区干季与雨季表现出水分与光照的显著性差异，这对兰科植物的叶片性状造成了一定的影响。石附生兰的 $\delta^{13}C$ 在季节间没有差异，而地生兰的 $\delta^{13}C$ 在干季要高于雨季（表4），这暗示石附生兰的水分利用策略较为保守，而地生兰的水分利用效率更容易受到环境条件变化的影响。石附生兰还表现出叶片磷含量的季节变化（表4）。叶片营养元素含量可能受到营养元素吸收能力、生长基质中养分供应以及其他环境因素的影响（侯学煜，1982；Wu 等，2007；Waite 和 Sack，2011）。植物自身的营养元素吸收能力和植物的生长发育、遗传背景的关系更为密切（侯学煜，1982；Thompson 等，1997）。本文所研究的常绿兰科植物叶片均为成熟的多年生叶片，可能其叶片磷的养分变化主要与环境变化、生长基质的磷供应有关。在常绿落叶阔叶混交林，干季时容易出现大量树木凋落物，雨季时降水的增加可以增加树木凋落物的分解（Wieder 和 Wright，1995）和营养物质的矿化（Yavitt 等，2004），导致土壤的营养元素增加，尤其是磷等营养元素的释放增加（Xiong 等，2008）。此外，兰科植物与菌根的关系较为密切，由菌根真菌为兰科植物提供磷也相继见到报道（Cameron 等，2007；Dearnaley，2007）。这种营养供应关系是否会随着季节变化还不清楚。石附生兰叶片磷的季节变化还有待进一步实验来进行解释。

石附生兰与地生兰的差异主要表现在 Ca 和 $\delta^{13}C$（表4）。石附生兰表现出较高的叶片 Ca 含量可能与其石附生生境有关。而石附生兰的 $\delta^{13}C$ 高于地生兰，说明其具有较高的水分利用效率。虽然石附生兰与地生兰在气孔密度和 LMA 上的差异没有统计学意义，但石附生兰还是表现出低气孔密度和高 LMA 的趋势，是保守的水分利用策略的体现（Guan 等，2011），可能利于其适应喀斯特干旱生境。

受条件限制，本文所研究的地生兰物种数量相对石附生兰而言较少。对于文中叶片钙和气孔密度在种间存在的较大差异，我们还难以区分是由物种差异还是环境差异造成（Hoffmann 等，2005）。因此，需要进一步针对特定物种的适应性研究来揭示喀斯特地区兰科植物的适应性。我

们的研究初步了解了该地区 19 种不同类型兰科植物的叶片性状及其适应意义，可以为了解喀斯特地区兰科植物的生物学特性和探讨该地区兰科植物的适应性提供参考。常绿兰科植物可能存在着磷限制，这对从营养学上保护该地区的兰科植物具有一定的参考价值。

致谢　李存信研究员、张石宝副研究员和严宁博士在本研究的实验设计和数据分析中提出宝贵建议。广西雅长兰科植物自然保护区管理局的辛荣仕先生、陈云盟先生等工作人员在实验期间，尤其是植物材料采集过程中给予帮助与支持。

〔参　考　文　献〕

侯学煜，1982．中国植被地理及优势植物化学成分［M］．北京：科学出版社

Cameron DD，Johnson I，Leake JR *et al*.，2007．Mycorrhizal acquisition of inorganic phosphorus by the green-leaved terrestrial orchid *Goodyera repens*［J］．*Annals of Botany*，**99**：831—834

Chang W，Zhang SB，Li SY *et al*.，2011．Ecophysiological significance of leaf traits in *Cypripedium* and *Paphiopedilum*［J］．*Physiologia Plantarum*，**141**：30—39

Chen SC（陈心启），Luo YB（罗毅波），2003．Advances in some plant groups in China：Ⅰ．A retrospect and prospect of Orchidology in China［J］．*Acta Botanica Sinica*（植物学报），**45**（Suppl.）：2—20

Dearnaley JDW，2007．Further advances in orchid mycorrhizal research［J］．*Mycorrhiza*，**17**（6）：475—486

Dunbar-Co S，Sporck MJ，Sack L，2009．Leaf trait diversification and design in seven rare taxa of the Hawaiian *Plantago* radiation［J］．*International Journal of Plant Sciences*，**170**（1）：61—75

Ge YG（葛永罡），Wang SJ（王世杰），2008．Correlations between soil moisture and $\delta^{13}C$ value of plant leave under karst and non-karst backgrounds—A case study in Wangjiazhai basin，Qingzhen city，Guizhou province［J］．*Carsologica Sinica*（中国岩溶），**27**（2）：108—114

Goh CJ，Avadhani PN，Loh CS *et al*.，1977．Diurnal stomatal and acidity rhythms in orchid leaves［J］．*New Phtytologist*，**78**：365—372

Guan ZJ（关志洁），2010．Leaf traits of *Paphiopedilum* and *Cypripedium*［D］．Kunming：Ph. D. Dissertation of Kunming Institute of Botany，Chinese Academy of Science（中国科学院昆明植物研究所博士论文）

Guan ZJ，Zhang SB，Guan KY *et al*.，2011．Leaf anatomical structures of *Paphiopedilum* and *Cypripedium* and their adaptive significance［J］．*Journal of Plant Research*，**124**（2）：289—298

Han WX，Fang JY，Guo D *et al*.，2005．Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China［J］．*New Phytologist*，**168**：377—385

He J，Fang J，Wang Z *et al*.，2006．Stoichiometry and large-scale patterns of leaf carbon and nitrogen in the grassland biomes of China［J］．*Oecologia*，**149**：115—122

He TP（和太平），Peng DR（彭定人），Li DQ（黎德丘）*et al*.，2007．Study on the orchid diversity of Yachang Nature Reserve in Guangxi［J］．*Guihaia*（广西植物），**27**（4）：590—595

Hirschi KD，2004．The calcium conundrum. Both versatile nutrient and specific signal［J］．*Plant Physiology*，**136**：2438—2442

Hoffmann WA，Franco AC，Moreira MZ *et al*.，2005．Specific leaf area explains differences in leaf traits between congeneric savanna and forest trees［J］．*Functional Ecology*，**19**：932—940

Huang F（黄芬），2009．The contrastive analysis on nutrimental value of fodder shrubs in karst and non-karst environment［D］．Guilin：Master Dissertation of Guangxi Normal University（广西师范大学硕士学位论文）

Ji FT（姬飞腾），Li N（李楠），Deng X（邓馨），2009．Calcium contents and high calcium adaptation of plants in karst areas of China［J］．*Chinese Journal of Plant Ecology*（植物生态学报），**33**（5）：926—935

Koerselman W，Meuleman AFM，1996．The vegetation N：P ratio：a new tool to detect the nature of nutrient limitation［J］．*Journal of Applied Ecology*，**33**：1441—1450

Li PJ（李鹏菊），Liu WJ（刘文杰），Wang PY（王平元）*et al*.，2008．Plant water use strategies in limestone tropical seasonal moist rainforest in Xishuangbanna，SW China［J］．*Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**30**（4）：496—504

Liu CC，Liu YG，Guo K *et al*.，2010．Influence of drought intensity on the response of six woody karst species subjected to successive cycles of drought and rewatering［J］．*Physiologia Plantarum*，**139**（1）：39—54

Liu F（刘方），Wang SJ（王世杰），Luo HB（罗海波）*et al*.，2008．Micro-habitats in karst forest ecosystem and variability of soils［J］．*Acta Pedologica Sinica*（土壤学报），**45**（6）：1055—1062

Liu Y，Wang J，Deng X，2008．Rocky land desertification and its driving forces in the karst areas of rural Guangxi，southwest China［J］．*Journal of Mountain Science*，**5**（4）：350—357

Motomura H，Yukawa T，Ueno O *et al*.，2008．The occurrence of crassulacean acid metabolism in *Cymbidium*（Orchidaceae）and its ecological and evolutionary implications［J］．*Journal of Plant Research*，**121**：163—177

Mott KA，Michaelson O，1991．Amphistomy as an adaptation to high intensity in *Ambrosia cordifolia*（Compositae）［J］．*American Journal of Botany*，**78**（1）：76—79

Paek KY，Jun ES，1995．Stomatal density，size and morphological characteristics in orchids［J］．*Journal of the Korean Society for Horticultural Science*，**36**（6）：851—862

Piao HC（朴河春），Liu CQ（刘丛强），Zhu SF（朱书法）*et al*.，

2005. Variations of C_4 and C_3 plant N：P ratios influenced by nutrient stoichiometry in limestone and sandstone areas of Guizhou [J]. *Quaternary Sciences* (第四纪研究), **25** (5): 552—560

Poorter H, Niinemets Ü, Poorter L *et al.*, 2009. Causes and consequences of variation in leaf mass per area (LMA): a meta-analysis [J]. *New Phytologist*, **182**: 565—588

Silvera K, Santiago LS, Cushman JC *et al.*, 2009. Crassulacean acid metabolism and epiphytism linked to adaptive radiations in the Orchidaceae [J]. *Plant Physiology*, **149**: 1838—1847

Thompson K, Parkinson JA, Band SR *et al.*, 1997. A comparative study of leaf nutrient concentrations in a regional herbaceous flora [J]. *New Phytologist*, **136**: 679—689

Waite M, Sack L, 2011. Does global stoichiometric theory apply to bryophytes? Tests across an elevation×soil age ecosystem matrix on Mauna Loa, Hawaii [J]. *Journal of Ecology*, **99**: 122—134

Wan K, Chen F, Tao Y *et al.*, 2009. Nutrient elements in leaves of rare and endangered species in Wuhan Botanical Garden, China [J]. *Journal of Plant Nutrition*, **32** (11): 1914—1940

Wang AY (王爱英), Jiang YJ (姜艳娟), Hao GY (郝广友) *et al.*, 2008. The effect of seasonal drought to plant hydraulics and photosynthesis of three dominant evergreen tree species in seasonal tropical rainforest of Xishuangbanna limestone area [J]. *Acta Botanica Yunnanica* (云南植物研究), **30** (3): 325—332

Wieder RK, Wright SJ, 1995. Tropical forest litter dynamics and dry season irrigation on Barro Colorado Island, Panama [J]. *Ecology*, **76**: 1971—1979

Wright IJ, Groom PK, Lamont BB *et al.*, 2004. Leaf traits relationships in Australian plant species [J]. *Functional Plant Biology*, **31**: 551—558

Wu CC, Tsui CC, Hseih CF *et al.*, 2007. Mineral nutrient status of tree species in relation to environmental factors in the subtropical rain forest of Taiwan [J]. *Forest Ecology and Management*, **239**: 81—91

Wu XL (吴兴亮), Pan Y (潘玉), Lian B (连宾) *et al.*, 2007. The ecological distribution of the macrofungi in Yachang of Guangxi, China [J]. *Guizhou Science* (贵州科学), **25** (4): 35—41

Xiong Y, Xia H, Li Z *et al.*, 2008. Impacts of litter and understory removal on soil properties in a subtropical *Acacia mangium* plantation in China [J]. *Plant Soil*, **304**: 179—188

Yang C (杨成), Liu CQ (刘丛强), Song ZL (宋照亮) *et al.*, 2007a. Characteristics of the nutrient element contents in plants from Guizhou karst mountainous area of China [J]. *Ecology and Environment* (生态环境), **16** (2): 503—508

Yang C (杨成), Liu CQ (刘丛强), Song ZL (宋照亮) *et al.*, 2007b. Carbon isotope compositions of plant leaves from karst mountainous area, Guizhou, China [J]. *Earth and Environment* (地球与环境), **35** (1): 33—38

Yavitt JB, Wright JS, Wieder KR, 2004. Seasonal drought and dry-season irrigation influence leaf-litter nutrients and soil enzymes in a moist, lowland forest in Panama [J]. *Austral Ecology*, **29**: 177—188

Yu LJ (余龙江), Liu Y (刘彦), Li W (李为) *et al.*, 2008. Photosynthesis, transpiration and water use efficiency of *Vitex negundo* under different geological background [J]. *Ecology and Environment* (生态环境), **17** (3): 1100—1106

Yu LJ (余龙江), Wu G (吴耿), Li W (李为) *et al.*, 2007. Ecological responses of *Vitex negundo* and *Loropetalum chinense* leaves in southwest karst area [J]. *Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica* (西北植物学报), **27** (8): 1517—1523

Zhou YC (周运超), 1997. A study on the part plants' main nutrient elements contents of Guizhou karst region [J]. *Journal of Guizhou Agricultural College* (贵州农学院学报), **16** (1): 11—16

Zhu SD, Cao KF, 2010. Contrasting cost-benefit strategy between lianas and trees in a tropical seasonal rain forest in southwestern China [J]. *Oecologia*, **163**: 591—599